SUR LA FORMATION DES MATIÈRES COLORANTES DANS LES VÉGÉTAUX,

par **M. Ch. FLAHAULT**.

Il y a quelques semaines (13 juin 1879), j'ai eu l'honneur de communiquer à la Société quelques observations et expériences relatives au développement de la chlorophylle dans des conditions spéciales.

Je crois avoir montré que la chlorophylle peut quelquefois se former en dehors de l'action de la lumière, pourvu que la plante ait à sa disposition des réserves nutritives.

Je demande à la Société la permission de l'entretenir aujourd'hui de quelques recherches auxquelles je me suis livré sur la formation des matières colorantes des fleurs.

Avant d'entrer dans les détails des observations qui me sont personnelles, il me paraît nécessaire de dire quelques mots des principales opinions relatives à la nature de ces matières colorantes.

D'après M. Hildebrandt (1), les matières colorantes devraient être divisées en deux séries : la série *cyanique*, ayant pour type la couleur bleue; la série *xanthique*, ayant pour type la couleur jaune. Les couleurs de la série xanthique seraient dues à des pigments solides, celles de la série cyanique à des liquides. Mais à part quelques exceptions très rares, il n'existe de pigments que dans les organes colorés en vert ou en jaune. La coloration rouge ou rose, qui appartient à la série xanthique, est due presque toujours à des liquides.

Les teintes intermédiaires entre le jaune et le rouge, comme l'orangé, l'orangé rouge, sont dues le plus souvent au mélange de pigments jaunes et de liquide rouge; il en est de même de la teinte brune plus ou moins jaune, comme celle des différentes variétés du *Cheiranthus Cheiri*, des *Zinnia*, des *Tropæolum*, des *Echeveria*.

Cette classification des couleurs présente aussi de nombreuses exceptions; il y a beaucoup de fleurs jaunes dont la coloration est due à un liquide, bien que généralement on y trouve des grains pigmentaires. C'est à l'état liquide, par exemple, que se trouve la matière colorante dans les Jacinthes jaunes, le *Crocus luteus*, le *Stylophorum ohioense*, les variétés jaunes du *Dahlia variabilis*.

Cette classification des matières colorantes d'après leurs propriétés physiques n'est donc pas satisfaisante.

MM. Fremy et Cloëz (2) admettent l'existence de trois sortes de matières colorantes : 1° la matière colorante bleue, ou *cyanine*, dont la matière

(1) *Pringsheim's Jahrbücher*, 1863.
(2) *Comptes rendus*, t. XXXIX.

colorante rouge ne serait qu'une légère modification; 2° la matière colorante jaune soluble, ou *xanthéine;* 3° une matière jaune insoluble, la *xanthine*, renfermant une quantité notable de matière grasse : la xanthine est soluble dans l'alcool et l'éther.

J'ai cherché par divers moyens à distinguer nettement entre elles par quelques propriétés fixes les matières colorantes bleue, rouge et jaune soluble; je n'ai pu y parvenir. Au contraire, j'ai toujours trouvé que toutes les matières colorantes solubles présentaient un grand nombre de caractères communs, dont le plus importaut est la facilité exceptionnelle avec laquelle ces matières s'altèrent et se détruisent sous l'action de la plupart des réactifs.

Quant à la matière jaune insoluble, la xanthine, elle me paraît pouvoir être seule distinguée de toutes les autres par ses propriétés physiques aussi bien que par son action physiologique.

Dans tout ce qui va suivre, nous considérerons donc : d'une part, la xanthine ou pigment jaune insoluble; d'autre part, les liquides colorants jaunes, rouges, bleus, ou présentant toute autre teinte. Je crois que cette distinction sera suffisamment autorisée par les faits que je vais résumer.

Quelques expériences ont été faites par M. J. Sachs sur la formation des matières colorantes. Le savant physiologiste conclut de ses expériences que le développement des couleurs dans les fleurs est indépendant de l'action locale de la lumière; que toutes ces matières se forment aux dépens des substances qui prennent naissance dans les feuilles sous l'influence de la lumière, et qu'il suffit, pour que la fleur ait tout son éclat, que les feuilles continuent à subir l'influence de cet agent, ou qu'il y ait à la portée de la fleur des réserves emmagasinées. J'ai répété sur un grand nombre de plantes les expériences de M. J. Sachs, et j'ai obtenu les mêmes résultats.

Du reste, si l'on étudie le bulbe complètement constitué d'un *Crocus* quelques semaines avant l'épanouissement des feuilles et des fleurs, on reconnaît que la fleur est déjà presque complètement développée; les pièces du périanthe ne sont pas encore colorées, mais les étamines et les stigmates le sont très vivement. Il en est de même pour le *Fritillaria imperialis*, pour le *Tulipa suaveolens*.

Les Jacinthes, le *Narcissus odorus*, le *Fritillaria Meleagris*, n'ont pas encore développé de matière colorante en quantité notable dans aucune des parties de la fleur, mais ces parties sont anatomiquement très développées; des stomates sont déjà répandus jusque sur la surface des étamines et du pistil. Le bulbe de ces plantes ayant acquis ce degré de développement en dehors de l'action directe de la lumière, on ne peut guère s'étonner de voir la matière colorante donner au périanthe son aspect ordinaire au moment où la fleur s'épanouit dans l'obscurité. En effet, s

l'on choisit des variétés de Jacinthes à fleurs colorées d'une façon très intense, comme la variété rouge « Charlemagne » et les variétés bleues « Fleur parfaite, Prince Alexandre », on ne trouve aucune différence dans l'éclat des fleurs épanouies à l'obscurité et à la lumière ; les unes comme les autres ont une coloration intense, qui, pour les plantes développées à l'obscurité, tranche de la façon la plus remarquable sur la teinte blanchâtre des feuilles étiolées.

Il était naturel de penser que cette propriété de former la matière colorante à l'obscurité est en relation avec la quantité de matière nutritive en réserve. J'ai fait sur ce point quelques expériences qui me paraissent instructives ; je ne citerai que les faits observés sur le *Saxifraga ornata*. Si l'on enlève au début de l'hiver toutes les feuilles vertes portées par un rhizome de Saxifrage, qu'on place ensuite à l'obscurité, ne laissant que le bourgeon de l'année suivante, les feuilles de ce bourgeon, en se développant ensuite, sont complètement incolores et étiolées ; leur limbe est petit ; la hampe florale se développe, reste plus courte que dans les conditions normales, mais les fleurs ne diffèrent de celles qui se sont développées à la lumière que par leur teinte beaucoup plus pâle. On pourrait croire que cette teinte pâle est le résultat de la privation de la lumière directe ; mais il suffit, pour démontrer qu'il n'en est pas ainsi, de séparer la hampe florale des feuilles végétatives par une cloison opaque, de carton par exemple, reliée aux parois de la boîte obscure qui couvre la plante. On voit alors que la fleur développée à la lumière, sans que les feuilles aient pu assimiler, n'est pas plus colorée que celle qui est développée à l'obscurité dans les mêmes circonstances. Si la fleur est plus pâle, c'est donc bien parce que les matières nutritives en réserve sont moins abondantes que dans les *Crocus*, Fritillaires, Tulipes, etc.

La même expérience a donné les mêmes résultats avec les *Hyacinthus romanus*, *H. provincialis*, *Pæonia tenuifolia*, *Iris Chamæiris*: dans ces plantes la réserve de nourriture paraît insuffisante pour donner à la fleur tout son éclat, mais la fleur elle-même ne subit pas l'influence de la lumière ; *l'assimilation par la chlorophylle peut seule fournir à la fleur l'éclat qui lui manque.*

Quelques plantes présentent des grains de chlorophylle plus ou moins abondants dans leurs pétales : c'est ce qui arrive par exemple, pour l'*Anemone fulgens* et le *Gentiana acaulis*. Après avoir déterminé que le pigment vert de la Gentiane est bien de la chlorophylle, après avoir constaté que cette chlorophylle assimile, j'ai pu constater qu'elle contribue à la coloration de la corolle. En effet, si l'on enferme le jeune bouton dans un récipient obscur de forme quelconque, en laissant les feuilles assimiler, on reconnaît, quand la fleur s'épanouit, qu'elle est un peu plus pâle que lorsqu'elle s'est développée à la lumière ; il en est de même pour l'*Anemone*

fulgens, dont le rhizome ne possède pas une quantité suffisante de matière nutritive. Mais si l'on découvre cette fleur pâle pour la replacer sous l'influence des rayons solaires, elle ne tarde pas à se colorer plus vivement et ne peut plus être distinguée que difficilement de celles qui se sont épanouies à la lumière ; on peut même, dans ce cas, faire une expérience plus probante.

Il suffit de prendre une fleur d'*Anemone fulgens*, une fleur de *Gentiana acaulis*, et des fleurs quelconques appartenant comme les premières à des espèces présentant peu de matières nutritives, les unes comme les autres ayant été placées à l'obscurité dès le début de leur développement, et présentant par conséquent une teinte pâle (*Pelargonium inquinans*, par ex.). On les prive de leur pétiole et on les soumet aux rayons solaires en les plaçant sur le sommet d'un vase rempli d'eau. Après trois jours de séjour à la lumière, il y a une différence entre la teinte des fleurs d'Anémone et de Gentiane placées à la lumière, et celles qui ont été maintenues à l'obscurité pour servir de termes de comparaison : celles qui ont séjourné à la lumière sont plus vivement colorées que les autres ; les fleurs de *Pelargonium* au contraire ne sont nullement modifiées.

On peut conclure de tout ce qui précède, que *le développement de la matière colorante soluble des fleurs dépend directement des matières nutritives emmagasinées, ou de l'assimilation par la chlorophylle*. Cette assimilation peut être produite en partie par l'action de la chlorophylle contenue dans les feuilles florales et notamment dans les pétales.

Il résulte de ce que la matière colorante *soluble* des fleurs ne dépend pas directement de la lumière, que cette matière peut être formée dans le bouton dès le jeune âge, alors que les parties colorées sont encore cachées sous un abri épais et opaque : c'est ce qui arrive pour beaucoup de *Geranium*, *Pelargonium*, pour les Malvacées, les Papavéracées, chez lesquelles on trouve presque toujours les pétales très brillamment colorés bien avant l'épanouissement du calice, quelle que soit du reste la couleur de ces pétales.

L'observation et l'expérience donnent des résultats bien différents si elles portent sur des plantes chez lesquelles la matière colorante se trouve à l'état de pigment jaune.

J'ai dit déjà que cette matière, nommée xanthine par MM. Fremy et Cloëz, présente des caractères très nets. J'ai observé ce pigment jaune dans beaucoup d'espèces appartenant à différentes familles de Phanérogames : elle se présente toujours sous forme de grains plus ou moins arrondis, mais souvent irréguliers ; ils sont ordinairement très réfringents ; leurs dimensions sont fort variables, parfois ils ne dépassent pas quelques millièmes de millimètre. Tandis que les autres matières colorantes résident ordinairement dans les cellules épidermiques, le pigment jaune se trouve

surtout dans les couches recouvertes par l'épiderme, bien qu'on en trouve aussi quelquefois dans cette assise.

L'alcool contracte, la potasse dissout la matière protoplasmique dans laquelle sont répandus les grains jaunes; ces réactifs les dissolvent eux-mêmes peu à peu. Le protoplasma de la cellule, s'il existe encore, se colore aux dépens de cette dissolution. L'éther dissout très rapidement les grains et les transforme en petites gouttelettes arrondies d'une matière huileuse jaunâtre. Les acides forts, tels que l'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique, colorent le pigment jaune en vert ; mais cette coloration ne persiste pas indéfiniment : elle disparaît peu à peu, plus rapidement, ce me semble à la lumière qu'à l'obscurité.

On sait que Marquart a signalé, il y a longtemps, ce fait, que la matière colorante des feuilles, jaune à l'automne, reprend sa coloration verte par l'action de l'acide sulfurique concentré. D'autre part, M. Fremy, après avoir jauni la chlorophylle par les alcalis, a pu la dissoudre dans l'alcool, et la reverdir par l'action de l'acide chlorhydrique ; il a pu verdir de la même façon la chlorophylle jaunie par étiolement.

Ces faits me paraissent d'autant plus intéressants, que toutes les fleurs colorées en jaune par la xanthine sont vertes à une période très jeune de leur développement, comme on le voit facilement dans les Renoncules, les Primevères, les *Cheiranthus*, *Galeobdolon luteum*, *Doronicum plantagineum*, *Alyssum saxatile*, *Cypripedium Calceolus*, *Azalea chinensis*, *Uvularia grandiflora* etc., etc. ; il m'a paru en être de même pour les feuilles jaunes des inflorescences des Euphorbiacées de nos pays. Dans toutes ces plantes, les cellules des jeunes pétales sont remplies de protoplasma très dense coloré en vert, absolument comme cela se présente dans l'embryon de la Violette ; un peu plus tard, lorsque les pétales ont atteint la moitié de leur longueur normale, les parois de ces cellules sont tapissées d'une couche protoplasmique englobant de nombreux grains verts souvent serrés les uns contre les autres, très régulièrement lenticulaires ; sous une lame de verre placée au soleil, on voit un dégagement de bulles d'oxygène, comme on le voit en plongeant dans l'éprouvette où se fait l'expérience une allumette à peu près éteinte : on peut ainsi recueillir une quantité notable de ce gaz en réunissant dans une éprouvette les pétales de cent fleurs jeunes de *Ranunculus acris*.

Plus tard ces grains perdent la netteté de leurs contours, jaunissent, puis se corrodent, et finissent par se diviser en une quantité de granules irréguliers colorés en jaune d'or. Cette modification commence dans les cellules de la face supérieure, qui est très colorée dans les Renoncules, et gagne peu à peu la face inférieure du pétale.

Il arrive souvent, comme dans l'*Eranthis hiemalis*, le *Forsythia viridissima*, le *Tussilago Farfara*, que les grains verts ne se divisent pas, et

que le pigment jaune conserve la forme régulière des grains verts dont ils proviennent.

Ces différents détails me paraissent démontrer suffisamment que le pigment jaune insoluble n'est autre chose que de la chlorophylle transformée, altérée pour ainsi dire ; l'étude spectroscopique seule pourrait donner une certitude plus grande ; je n'ai pu l'accomplir jusqu'ici.

Mais l'étude de l'influence qu'exercent la lumière et l'obscurité sur cette matière colorante est fort intéressante. Place-t-on en effet à l'obscurité complète les fleurs à pigment jaune encore très jeunes, en laissant tout le reste de la plante à la lumière, ces fleurs épanouies sont beaucoup moins colorées que des fleurs quelconques à matières colorantes liquides. J'ai pu observer ce fait avec la plus grande netteté sur les *Erysimum goniocaulum*, *Ranunculus cassius*, *R. macrophyllus*, *Achillea tomentosa*, *Brassica oleifera :* si l'on compare ce résultat avec celui que nous avons observé pour les plantes à matière colorante liquide, nous voyons qu'ici il y a une dépendance réelle entre la lumière directe du soleil et la coloration des fleurs. Dans le *Stylophorum ohioense*, très remarquable par sa coloration orangée très vive, la matière colorante liquide n'est nullement modifiée par la privation des rayons solaires.

M. Trécul avait déjà insisté d'une façon particulière (1) sur ce que la coloration des fruits d'une foule d'arbres et de plantes est due « à un » changement de teinte de la chlorophylle ». Ce savant insiste d'une façon particulière sur quelques cas qui montrent très bien cette métamorphose de la matière colorante. M. Trécul considère tous ces corps aussi bien que les grains de chlorophylle, comme des vésicules pourvues de membranes distinctes ; de nombreux travaux ont montré qu'il n'en est pas ainsi, mais les observations que je viens de résumer me paraissent s'accorder avec l'opinion de ce savant sur la formation des granules pigmentaires, et autorise suffisamment la division des matières colorantes en deux groupes. Cette division me paraît basée sur des propriétés physiologiques bien déterminées.

M. Eug. Fournier, à l'occasion de la communication faite par M. Flahault, cite plusieurs faits curieux observés sur les matières colorantes des fleurs par M. Hildebrandt et par M. Al. Braun, et résumés dans les *Éléments* de M. Duchartre.

Il rappelle qu'on avait cru à une certaine époque fortifier la distinction, établie par A.-P. de Candolle entre les deux séries de matières colo-

(1) *Ann. sc. nat.* BOTAN. 4e sér. 1858, t. X.

rantes, des résultats de l'examen microscopique. Les matières colorantes de la série cyanique étaient dites toutes en solution dans la cellule, tandis que celles de la série xanthique formaient des granules insolubles. On a découvert depuis de nombreuses exceptions à ces règles. M. Fournier en a constaté pour sa part deux qu'il croit intéressantes : l'*Eschscholtzia californica*, ordinairement jaune avec les granules insolubles de la série xanthique, a une variété rose où la matière colorante est dissoute dans le liquide cellulaire. Inversement, il a observé dans les sépales colorés en rose de l'*Hortensia* que la matière colorante constitue des globules fortement colorés, au lieu d'être dissoute. Ces globules sont arrondis ; il n'en existe qu'un dans une cellule, et il n'en existe pas dans toutes (1).

M. Prillieux fait observer que parmi les matières rouges solides, il faut citer la matière colorante qui se trouve dans l'épicarpe du grain de raisin ; elle est dissoute par l'alcool qui se produit dans la cuve au moment de la fermentation.

M. Cornu demande à M. Flahault s'il a étudié ces matières colorantes au spectroscope ; il ajoute qu'il avait commencé un travail sur ce sujet, et qu'il l'a interrompu lorsqu'il a appris qu'un professeur d'une Faculté de province s'occupait de travaux analogues au laboratoire de physique de la Sorbonne : il lui semblait que la présence de la fluorescence rouge si remarquable dans les couleurs rouges, jaunes ou violettes, parfois solubles, parfois insolubles, établissait avec les bandes d'absorption une étroite parenté entre elles et la chlorophylle, indépendamment de leur état dans la cellule.

Quant à l'état de fixation sur des globules plasmatiques, ne pourrait-on pas y voir une propriété individuelle spéciale analogue à celle de quelques matières colorantes divisées de l'aniline qui présentent des différences de cet ordre avec des couleurs très semblables et de même origine? Il soumet à la Société cette manière de voir sans y attacher une importance plus grande.

M. Flahault répond que n'ayant pas à sa disposition les instruments nécessaires pour l'analyse spectroscopique, il n'a pu étudier à ce point de vue les solutions colorées qui font l'objet de sa communication.

M. Prillieux cède alors le fauteuil de la présidence à M. Bornet, vice-président, et fait la communication suivante :

(1) Voyez le *Journal de la Société d'horticulture*, 2e série, 1867, t. Ier, p. 154.